

Über netzartige Protoplasmadifferenzierungen und Chloroplastenbewegung

von

Dr. Fritz Knoll.

Aus dem botanischen Institut der k. k. Universität in Graz.

(Mit 1 Tafel.)

(Vorgelegt in der Sitzung am 10. Dezember 1908.)

Es ist schon seit langer Zeit bekannt, daß in den Blattzellen von *Funaria hygrometrica* (L.) Sibth. plasmatische Gebilde vorkommen, welche sich ohne weitere Präparation als deutliches Netzwerk zwischen den Chloroplasten nachweisen lassen.¹ Daß es sich bei *Funaria* nicht um sogenannte »Plasmastränge« (wie sie etwa in den Staubfadenhaaren von *Tradescantia* auftreten) handelt, ist bereits von Klebs betont worden. In neuester Zeit hat Senn² sein Augenmerk auf diese Strukturen gerichtet. Nach Senn sollen nun diese Gebilde den Chloroplasten angehören, indem jeder Chloroplast von einer farblosen Plasmahülle (»Peristromium«) begrenzt sei, welche nach allen Seiten aus gleicher Substanz bestehende Pseudospodien aussende, mittels welcher der Chloroplast aktiv seinen Ort verändere. Senn stellt sich dabei vor, daß in Zellen mit großer Chloroplastenzahl die »Peristromialpseudopodien« benachbarter Chloroplaste verschmelzen oder wenigstens sich aneinander ansetzen und daß dann hiedurch das zwischen den Chloroplasten auftretende Netzwerk zustande käme. Senn gibt noch an, daß

¹ Klebs, Beiträge zur Physiologie der Pflanzenzelle. Unters. d. botan. Inst. Tübingen. Bd. II, p. 558.

² Senn, Die Gestalts- und Lageveränderung der Pflanzenchromatophoren (Leipzig, Engelmann, 1908).

diese Peristromialpseudopodien an allen Chloroplasten — wenn auch erst nach entsprechender Präparation — nachweisbar seien, und daß jene Laubmooszellen mit ihren kräftigen Netzstrukturen einen Spezialfall dieser Art von besonderer Vollkommenheit repräsentieren.

Mit diesen Ausführungen Senn's ist nun die schon früher von anderen Forschern¹ geäußerte Vermutung über eine den Chloroplasten zukommende aktive Bewegungsfähigkeit zu einer die Diskussion herausfordernden Behauptung erhoben worden.

Im folgenden soll nun das Ergebnis von Untersuchungen mitgeteilt werden, welche ich über Anregung von Prof. Dr. G. Haberlandt zur Prüfung der von Senn gemachten Angaben ausgeführt habe.

Senn hat zum größten Teile für das Studium der oben erwähnten plasmatischen Strukturen die Blattzellen von *Funaria hygrometrica* (L.) Sibth. benützt. Da mir sehr schönes Material von *Funaria* (Subg. *Entosthodon*) *fascicularis* (Dicks.) Schimp. zu Gebote stand, habe ich fast ausschließlich die Blattzellen dieser Art zu meinen Untersuchungen verwendet, zumal beide Arten sich hinsichtlich ihrer Blätter vollkommen gleich verhalten.

Zum Studium der von Senn als »Peristromialpseudopodien« bezeichneten Plasmagebilde eignen sich am besten jene Blattzellen von *Funaria*, welche zwischen Blattmitte und Blattbasis liegen. In diesen Zellen ist die Lagerung der Chloroplaste viel weniger dicht als in den Zellen, welche näher der Blattspitze liegen. In den Zellen der Blattbasis sind die Chloroplaste zwar noch weiter voneinander entfernt, aber diese Zellen eignen sich aus anderen Gründen nicht besonders für die Betrachtung der erwähnten Strukturen. Im übrigen empfiehlt es sich, wohlentwickelte, aber nicht zu alte Blätter für die Untersuchungen zu verwenden.

Es sollen zunächst die Verhältnisse an Zellen geschildert werden, deren Chloroplaste sich in der Peristrophe befinden. Bei dieser Lagerung der Chloroplaste lassen sich sehr schön

¹ Vgl. Senn, l. c., p. 294.

am lebenden Material die Plasmanetze beobachten. Die Zellen gewähren dann — bei Einstellung auf den Wandbelag der Außenwand — jenes Bild, wie es in Fig. 6 der Tafel für eine Zelle des Blattrandes dargestellt ist; nur ist der Zellkern in lebendem Zustand infolge einer großen Durchsichtigkeit meist nur sehr schwer zu erkennen. Aus Fig. 6 kann man ersehen, in welcher Weise sich die plasmatischen Fäden zwischen den Chloroplasten erstrecken. Bei aufmerksamer Betrachtung wird man bald bemerken, daß die Form der einzelnen Netzmaschen beständig Veränderungen erfährt. Inwieweit die Form jener Fäden, beziehungsweise Maschen veränderlich ist, und in welcher Weise diese Formveränderungen mit der Lageveränderung der Chloroplaste in Beziehung gebracht werden können, soll in den folgenden Zeilen ausführlich geschildert werden.

Fig. 2 zeigt eine in der Mitte der Außenwand gelegene Gruppe von Chloroplasten und die dazwischen sichtbaren plasmatischen Fäden. Man sieht aus der Figur, daß die Veränderungen in der Maschenform ziemlich rasch vor sich gehen — zwischen den in *a* und *e* dargestellten Stadien war nur ein Zeitraum von 27 Minuten verstrichen. Die Figuren *a* bis *e* stellen in ihrer Reihenfolge die nacheinander erfolgten Veränderungen dar (vgl. auch die Tafelerklärung!). Während die gezeichnete Veränderung der Maschengestalt vor sich ging, haben auch die Chloroplaste bereits ihre Stellung geändert: der mit Ziffer 1 bezeichnete Chloroplast hat eine Drehung und Bewegung nach aufwärts ausgeführt und die übrigen sind einander bedeutend näher gerückt. Am leichtesten lassen sich die an den plasmatischen Fäden auftretenden Erscheinungen verfolgen, wenn man zunächst das in Fig. 2 *b* dargestellte Bild betrachtet. Zwischen den Chloroplasten 1 und 3 bilden fünf Fäden einen gut sichtbaren Knoten. Wie dieser Knoten zustande kam, kann leicht aus der Fig. 2 *a* entnommen werden: Zwischen den Chloroplasten 1 und 2 erstreckt sich ein gekrümmter Faden, desgleichen ein Faden zwischen 1 und 3. Zwischen dem stark ausgeprägten Knie des Verbindungsfadens 1—2 und der Mitte des Fadens 1—3 muß ein (nicht sichtbarer) plasmatischer Faden vorhanden gewesen sein, der sich solange

verkürzte, bis der erwähnte Knoten entstand. Bald lockerte sich jedoch der Knoten, indem sich ein Faden — wahrscheinlich der früher nicht sichtbare — streckte, während sich das an 2 anschließende Fadenstück auffallend verkürzte. In Fig. 2 *c* waren die Chloroplaste 1 und 4 bereits auffallend verkürzt. In Fig. 2 *c* waren die Chloroplaste 1 und 4 bereits stark genähert; in Fig. *d* dagegen sind sie um die ganze Länge ihrer früheren Entfernung weiter voneinander abgerückt, um sich hierauf unter Verkürzung des Verbindungfadens abermals zu nähern (Fig. 2 *e*). Die Fäden des in der Fig. 2 dargestellten Plasmanetzes zeichnen sich dadurch aus, daß sie auffallend gerade verlaufen. Es scheinen sich demnach die Fäden im Zustande der longitudinalen Zugspannung zu befinden. Bevor ich aber auf diesen Punkt genauer eingehe, will ich noch den in Fig. 1 dargestellten Fall erläutern. Auch diese Gruppe ist, wie die frühere, genau in der Flächenansicht wiedergegeben. Die in dieser Figur gezeichneten Veränderungen fanden innerhalb eines Zeitraumes von 42 Minuten statt. Die Beobachtung begann mit dem in Fig. 1 *a* dargestellten Zustand; zwischen den drei Chloroplasten war ein deutliches Plasmanetz sichtbar. Nach 10 Minuten war von letzterem nicht mehr zu sehen, als Fig. 1 *b* wiedergibt. Nach Senn würde dieses plötzliche Verschwinden der Fäden einen sicheren Beweis für die Pseudopodiennatur dieser Gebilde abgeben, wenn die Erscheinung nicht in der Weise vor sich ginge, daß auf einmal ein ganzer Faden oder ein größeres Stück eines solchen undeutlich wird und gleichsam zergeht. In Fig. 1 *b* sieht man vom Chloroplasten 2 ein geknicktes Fadenstück ausgehen, welches im Zwischenraum zwischen den Chloroplasten 1 und 3 sein Ende erreicht, ohne daß man jedoch ein allmähliches Dünnerwerden des Fadens gegen dieses Ende zu hätte wahrnehmen können. Das in dieser Figur sichtbare Knie des letzterwähnten Fadens läßt, wie im zuerst geschilderten Falle, das Vorhandensein eines unsichtbaren Fadens vermuten, der bei seinem Verkürzen an der Knickungsstelle eine Zugwirkung ausübt. In Fig. 1 *c* ist dieser vermutete Faden plötzlich seiner ganzen Länge nach sichtbar geworden, wobei sich an ihm ebenfalls (als Folge eines seitlichen Zuges) ein scharf ausgeprägtes Knie

bemerkbar macht. Gleich nachdem das Stadium *c* gezeichnet war, verstärkten sich die beiden Knickungen des Fadens 1—2 noch beträchtlich — aber noch ehe ich diese Formveränderung in einer Zeichnung festhalten konnte, hatte sich der Faden mit ziemlicher Schnelligkeit gerade gestreckt (Fig. 1 *d*). Hierauf trat eine Verkürzung des Fadens ein und eine starke Annäherung der Chloroplaste 1 und 2; unterdessen war die eine Hälfte des Fadens unsichtbar geworden. In Fig. 1 *d* zeigt sich zwischen den Chloroplasten 2 und 3 ein engmaschiges, aber kaum wahrnehmbares Netzwerk und gleich darauf (Fig. 1 *e*) erfolgte die Annäherung der Chloroplaste. In dem Stadium *e* war von dem letzterwähnten Netzwerk nichts mehr zu sehen.

Nach dem bis jetzt Gesagten zeigen die zwischen den Chloroplasten vorhandenen Fäden folgende Veränderungen: Verkürzung, Verlängerung, plötzliches Sichtbarwerden und plötzliches Verschwinden. Nach obigen Angaben ist man zur Annahme berechtigt, daß die Bewegung der Chloroplaste durch entsprechenden Zug, beziehungsweise durch Verkürzung der Fäden der benachbarten Netzpartien zustande kommt. Hierzu ist es natürlich erforderlich, daß eine feste Verbindung zwischen dem plasmatischen Netz und den Chloroplasten vorhanden ist. Wie diese Verbindung beschaffen ist, soll später dargelegt werden. Zunächst soll ein interessanter Fall geschildert werden, in welchem wohl eine Formveränderung der Netzmaschen, aber keine Bewegung der Chloroplaste zu beobachten war. Fig. 3 *a* zeigt fünf Chloroplaste (in Flächenansicht) aus einer nahe der Blattbasis gelegenen Zelle. Die Chloroplaste waren reich mit Stärke erfüllt, so daß sie stellenweise eine eckige Kontur aufwiesen. Das plasmatische Netz war deutlich zu sehen und bestand aus Fäden von ziemlich gleicher Dicke. Wenngleich sich in der Beobachtungszeit (15 Minuten) das Plasmanetz stark veränderte, konnte ich doch keine Verlagerung der Chloroplaste bemerken. Vergleicht man nun damit die in derselben Zeit in den der Fig. 1 oder 2 zugrunde liegenden Fällen (mit der Netzveränderung gleichzeitig) erfolgenden Ortsveränderungen der Chloroplaste, so erscheint die zuletzt mitgeteilte Beobachtung schwer erklärlich. Und doch wird die Sache sofort verständlich, wenn

man die Maschenformen der Fig. 1, 2 und 3 miteinander vergleicht. Während in Fig. 1 und 2 die Fäden straff gespannt erscheinen, zeigen die Maschen der Fig. 3 ein schlaffes Aussehen. Fasern, welche eine Zugwirkung ausüben sollen, müssen sich doch erst geradestrecken, was hier durch eine entsprechende Verkürzung geschehen muß. Dieses Straffwerden des Netzes war eben in dem der Fig. 3 zugrunde liegenden Falle unterblieben, und damit unterblieb auch die Verlagerung der Chloroplaste.

Wenn die Chloroplasten der Außenwände infolge der Bewegung der »Peristromialpseudopodien« nach den Fugenwänden »hinüberkriechen« würden, so müßten bei vollständiger Apostrophe die Außenwände der Blattzellen vollständig frei von Netzstrukturen sein. Dieser Meinung ist auch Senn, indem er (l. c., p. 295) sagt: »In jungen, zarten Blättern, deren Chloroplasten sich infolge von Verdunklung in völliger Apostrophe befinden, erscheint die Außenwand der Zellen, respektive der ihr anliegende plasmatische Wandbelag, völlig homogen, ohne jegliche Differenzierungen.« Dieser Meinung entsprechend ist auch die von Senn auf Taf. V, Fig. 10 A seines Buches wiedergegebene Abbildung ausgeführt. Ich habe nun an Funeriblättern, in deren Zellen durch Verdunklung die Apostrophe hervorgerufen worden war, die von Chloroplasten freien Außenwände genau untersucht. In vielen Fällen habe ich im Plasmabelag der Außenwände keine Spur von Netzstrukturen wahrnehmen können. Beim Eintreten der Peristrophe (oder Epistrophe) habe ich dann ähnliche Bilder beobachtet, wie sie Senn in Fig. 10 der Taf. V seines Buches darstellt — nur waren die Plasmafäden nicht so dick, wie sie daselbst gezeichnet sind, und ihr Anschluß an die Chloroplaste zeigte keine solchen Verbreiterungen, wie sie in den Abbildungen Senns zu sehen sind. Ich konnte in einem solchen Falle konstatieren, daß auch dann, wenn ein Chloroplast schon die Mitte der Außenwand erreicht hatte, in seiner Umgebung noch immer keine Strukturen sichtbar waren, welche ich als unzweifelhafte Netzstrukturen hätte ansprechen können. Wohl aber waren in diesem Falle an den der Fugenwand noch anliegenden Chloroplasten deutlich plasmatische Fäden zu

erkennen. In anderen Fällen dagegen habe ich auch an den vollkommen chloroplastenfreien Außenwänden mit Sicherheit Netzstrukturen nachweisen können. Diese Netze waren oft außerordentlich deutlich und erstreckten sich auf die ganze plasmatische Außenwand, in anderen Fällen waren sie undeutlich und auch bei sehr guter Beleuchtung (Auerlicht) nur sehr schwer sichtbar. In einem Falle, wo die mir zugekehrte Außenwand keine Chloroplaste, wohl aber ein deutliches Netzwerk zeigte, habe ich letzteres auf sein Verhalten genau untersucht. Dabei zeigte dieses Netz alle Eigenschaften, welche den zwischen den Chloroplasten gespannten Netzstrukturen eigentümlich sind: es stimmte in der Form und Beschaffenheit der Fäden, sowie in der Veränderlichkeit der Maschen (beziehungsweise Fäden) mit letzteren vollständig überein. Diese Tatsachen sprechen entschieden gegen die Pseudopodiennatur der plasmatischen Netze. Um sicher zu sein, daß es sich hier um eine noch vollständig funktionsfähige Zelle handelt, habe ich dieselbe Zelle nach $\frac{3}{4}$ Stunden wieder untersucht: Die Chloroplaste waren nun gleichmäßig über die Außenwände verteilt. Ein interessantes Verhalten zeigten solche Zellen, bei welchen die meisten Chloroplaste in der Fugenwandstellung sich befanden, aber ein oder zwei Chloroplaste auf einer Außenwand zurückgeblieben waren. In diesen Fällen waren die zurückgebliebenen Chloroplaste meist von einem deutlichen Netzwerk umgeben, welches sich als mehr oder weniger breiter Streifen quer über die Zelle nach einer oder beiden Fugenwänden erstreckte und in Zusammenhang mit dem Netzwerk der Fugenwände zu stehen schien. Die übrigen Teile der Außenwände blieben dann meist von solchen Netzstrukturen vollständig frei. Die Maschen dieser lokalisierten Netzpartien waren oft sehr deutlich in der Querrichtung der Zelle gestreckt.

Die soeben mitgeteilten Ergebnisse meiner Beobachtungen an chloroplastenfreien Außenwänden könnten, für sich allein betrachtet, zur Ansicht führen, daß die plasmatischen Netze mit der Chloroplastenverlagerung überhaupt nichts zu tun haben. Ich habe ja erwähnt, daß die Chloroplastenbewegung auch in jenen Fällen erfolgt, in welchen in der Umgebung der

betreffenden Chloroplaste Netzstrukturen nicht sichtbar sind. Hierzu ist jedoch zu erwähnen, daß ich bereits früher (bei der Schilderung der den Fig. 1 und 2 zugrunde liegenden Beobachtungen) gezeigt habe, daß oft eine Zugwirkung an bestimmten Teilen des Netzes deutlich zu bemerken ist, ohne daß man sogleich auch den ziehenden Faden wahrnehmen kann. Schließlich wird aber meistens ein solcher erst nur vermuteter Faden an der betreffenden Stelle im Verlaufe der weiteren Beobachtung auch sichtbar. Wenn ferner auf den chloroplastenlosen Außenwänden bei Apostrophe Netzstrukturen oft deutlich sichtbar sind, oft scheinbar fehlen, so läßt sich aus den oben angeführten Gründen für diese Fälle das Nichtvorhandensein der Netze überhaupt nicht beweisen. Wohl aber könnte sich das Vorhandensein dieser Strukturen an scheinbar strukturlosen Stellen durch entsprechende Fixierungs- und Färbungsmethoden nachweisen lassen; mir selbst ist der Färbungsnachweis an scheinbar strukturlosen Wandpartien jedoch nicht gelungen.

Von größerer Bedeutung ist die Entscheidung der Frage, wie die netzförmigen Strukturen, welche sich zwischen den Chloroplasten wahrnehmen lassen, mit diesen zusammenhängen. Nach meinen Beobachtungen bilden die als Verbindungsfäden zwischen den Chloroplasten erscheinenden Plasmadifferenzierungen ein vollständiges Netz, welches sich im Cytoplasma zwischen den Chloroplasten und der inneren Plasmahaut befindet und dieser letzteren vielleicht unmittelbar anliegt. Ich konnte in vielen Fällen beobachten, daß der Rückenseite der Chloroplaste oft mehrere kleine Maschen dieses Plasmanetzes aufliegen, welche bei tieferer Einstellung — falls die Chloroplaste nur wenig Stärke enthalten — an den von der Bauchseite gesehenen Chloroplasten als helleuchtende, anastomosierende Fäden erscheinen. Falls die Fäden sehr zart sind, kann man meinen, daß dieselben sich direkt an den Rand des Chloroplasten ansetzen. Doch kann man sich von der Unrichtigkeit dieser Vorstellung dadurch überzeugen, daß man bei einem in der Mitte der dem Beobachter zugewendeten Außenwand liegenden Chloroplasten den Mikroskoptubus so lange senkt, bis der Rand des Chloroplasten in

der größtmöglichen Deutlichkeit sichtbar ist; betrachtet man nun bei dieser Einstellung ¹ einen anscheinend von der betreffenden Randpartie ausgehenden Plasmafaden, so wird der letztere meist mehr oder weniger leuchtend erscheinen. Soll der Faden jedoch scharf konturiert in grauer Farbe hervortreten, muß der Tubus noch weiter gesenkt werden; daraus geht klar hervor, daß ein solcher Plasmafaden nicht im gleichen Niveau mit dem Chloroplastenrand, sondern noch etwas weiter gegen den Saft-raum zu liegt. Sehr gut entspricht dieser meiner Auffassung die auf p. 302 des Senn'schen Buches gegebene Abbildung. Doch sagt Senn (auf derselben Seite): «Offenbar liegt nicht stets dieselbe Partie der Chloroplastenfläche der Plasmahautschicht an, weshalb die ursprünglich am Rande der Chromatophoren ausgestülpten und nicht mehr eingezogenen Pseudopodien mit ihren Insertionen allmählich auf eine der Flächen hinauf-rücken». Nach Senn bildet demnach die von mir als allgemein angenommene rückenständige Ausbildung der Fäden den Ausnahmefall. Wirklich »randständig« sind die Fäden nur dann, wenn sie, wie bei den Chloroplastenketten der Stengelrinde von *Selaginella Kraussiana*, auf eine unvollständige Durchschnürung der Chloroplaste bei ihrer Teilung zurück-zuführen sind. Schließlich muß ich noch in Kürze auf die Profilansicht der Chloroplaste (bei der Apostrophe) hinweisen. In Fig. 5 der Tafel sind stärkearme Chloroplaste dargestellt. Man sieht den protoplasmatischen Wandbelag; fädige Strukturen sind nicht zu bemerken. Fig. 4 zeigt dieselben Verhältnisse für einige stärkereiche Chloroplaste aus der basalen Blattregion. Die scheinbar saitenartig durch den Zellsaft-raum (parallel zur Zellwand) ausgespannten Fäden gehören zum Teil dem Protoplasma der benachbarten Außenwand an; zum Teil scheinen jedoch manchmal solche Fäden von meist kräftigerer Beschaffenheit auch durch den Zellsaft-raum zu gehen, indem sie wahrscheinlich durch das bei der Stärkespeicherung erfolgende Dickerwerden der betreffenden Chloroplaste in den Zellsaft-raum hinausgezogen werden.

¹ Reichert, Obj. 9, Okul. 4.

Endlich ist noch zu erwähnen, daß sowohl einzelne Chloroplaste als auch die plasmatischen Netzstrukturen durch plasmatische Fäden mit dem Zellkern in Verbindung stehen (Fig. 6 und 7 der Tafel).

Die bis jetzt besprochenen Netzstrukturen stehen, wie schon erwähnt wurde, sowohl nach der Meinung Senn's als auch nach meiner Meinung allem Anscheine nach in direkter Beziehung zur Bewegung der Chloroplaste. Nur unterscheidet sich meine Auffassung von der Senn's dadurch, daß dieser Forscher die erwähnten Strukturen als Pseudopodien der Chloroplaste betrachtet, während ich zur Ansicht gelangt bin, daß die plasmatischen Netze als Bildungen eigener Art im Cytoplasma auftreten,¹ welche zum Zwecke der Chloroplastenverlagerung mit der Rückenfläche der Chloroplaste in feste Verbindung treten. Man kann sich nun ganz gut vorstellen, daß das plasmatische Netz die in der Zelle vorhandenen Lichtunterschiede selbst perzipiert, auch könnte bei bestimmter Lichtintensität ein (vielleicht chemischer) Reiz von den Chloroplasten auf die Netzfasern übertragen werden, schließlich könnte auch ein solcher, das Plasmanetz zu einer bestimmten Tätigkeit veranlassender Reiz von der äußeren Plasmahaut ausgehen — das sind Möglichkeiten, welche uns wohl zu weiteren Studien anregen können, von denen aber nach dem heutigen Stand unserer Kenntnisse keine ohne Zuhilfenahme von unbeweisbaren Annahmen als Erklärung der oben geschilderten Vorgänge hingestellt werden kann.

Senn hat in seinem Buche die Ansicht vertreten, daß bei allen grünen Pflanzen die Lageveränderung der Chloroplaste durch Ausstülpfen und Einziehen von Peristromialpseudopodien erfolgt. Es sollen sich diese Pseudopodien auch bei höheren Pflanzen leicht nachweisen lassen. Senn verweist zunächst auf die Untersuchungen von Schaarschmidt.²

¹ Ähnlich wie die Spindelfasern bei der mitotischen Kernteilung.

² Schaarschmidt G., Über die Teilung des Chlorophylls. Referat im Bot. Zentralblatt, I., p. 457. (»Ferner ist hervorzuheben, daß Verfasser bei Anwendung sehr starker Immersionen bemerkt hat, daß die Oberflächen der Chloro-

Die nach der Angabe Schaarschmidt's am schönsten bei *Hartwegia comosa* sichtbaren »Cilien« der Chloroplaste habe ich bei dieser Pflanze vergeblich gesucht. Wohl aber sah ich mitunter die Chloroplaste durch Fäden verbunden, welche den kürzlich von Lidforss¹ beschriebenen Gebilden entsprechen. Ferner bemerkte ich zahlreiche kleine Vakuolen, welche sich dicht an den Chloroplasten befanden und durch ihre Wände sehr leicht bei ungenügender Beobachtung Cilien vortäuschen konnten. Solche Trugbilder habe ich bei verschiedenen Pflanzen beobachtet. So z. B. bei Zellen aus dem Blattstiel von *Villarsia parnassiifolia* R. B. (*Gentianacee*). Diese Vakuolenwände werden kurzen Pseudopodien besonders dann täuschend ähnlich, wenn man die Zellen fixiert und Färbungen vornimmt (Fig. 8 b der Tafel). In Fig. 8 a habe ich ein Chlorophyllkorn dargestellt, dessen Oberfläche dicht mit Mikrosomen besetzt ist; auch solche Bilder könnten allenfalls plasmatische Fortsätze des Peristromiums vortäuschen. Da man diese letzterwähnten Bilder auch in lebendem Zustand an manchen Chloroplasten schön wahrnehmen kann, dürfte bei Schaarschmidt eine solche Hülle gleichgroßer Mikrosomen als jene »äußerst feinen, zumeist gleichweit voneinander abstehenden Cilien« beobachtet worden sein.

Schließlich erwähnt Senn,² daß er selbst diese »Cilien« bei *Aspidistra elatior*, *Equisetum arvense* und *Sedum Sieboldi* am lebenden Material konstatiert habe. Senn betont wohl, daß in diesen Fällen die Stränge benachbarter Chloroplaste miteinander nicht in Verbindung treten und daß sie viel weniger leicht zu sehen sind, als die beschriebenen Netzgebilde von *Funaria* — sonst aber fand ich bei Senn keinerlei Andeutung über die Beschaffenheit der an höheren Pflanzen beobachteten »Peristromialpseudopodien«. Deshalb war es auch schwer zu ergründen, welche bei vorgenommener Fixierung und Färbung

phyllkörner mit äußerst feinen zumeist gleichweit voneinander abstehenden Cilien besetzt sind«, auf p. 459.)

¹ Lidforss B., Über kinoplasmatische Verbindungsfäden zwischen Zellkern und Chromatophoren. Lunds Univ. Årsskr., N. F. Afd. 2, Bd. 4, No 1. Kongl. Fys. Sällsk. Handl., N. F., Bd. 19, No 1.

² Senn, l. c., p. 300.

sichtbaren Gebilde als die von Senn beobachteten »Pseudopodien« anzusprechen sind. Ich untersuchte zunächst die Assimilationszellen der Laubblätter von *Aspidistra elatior* in lebendem Zustand. An wandständigen Chloroplasten läßt sich, besonders bei Profilstellung, sehr schön das Peristromium wahrnehmen, welches als helleuchtende Hülle das sattgrüne, feinpunktierte Stroma überzieht. Wenn man ein solches Chlorophyllkorn von der Bauchseite betrachtet, sieht man oft zahlreiche Mikrosomen an der Außenseite des Peristromiums aufsitzen, so daß in vielen Fällen eine große Anzahl radiär gestellter, ganz kurzer Striche vom Peristromium auszugehen scheint. Diese Mikrosomen sind nur am Rande der Bauchseite zu finden, wo sie sich auch oft infolge von Plasmaströmungen leicht bewegen; auf der Rückenseite sind Mikrosomen nur selten zu bemerken. Wenn man nun die von Senn empfohlene Fixierung der Zelle mit kochendem Alkohol vornimmt, bemerkt man zunächst, daß die Chloroplaste dabei eine auffallend körnige Struktur annehmen. Die einzelnen Körnchen sind innerhalb des Stromas in deutlichen Spirallinien angeordnet. Ferner bemerkt man, daß sich bei der Kontraktion des Stromas das Peristromium abhebt, und daß dabei einzelne Körnchen an der Innenseite des Peristromiums kleben bleiben oder in den zwischen Stroma und Peristromium auftretenden Zwischenraum hineingezogen werden. Dadurch kommt dann jene von Senn so oft erwähnte Sternform der Chloroplaste zustande, welche nach der Ansicht dieses Forschers in dem Vörhandensein pseudopodienartiger Fortsätze des Peristromiums ihren Grund haben sollte.¹ Die Fixierung der Chloroplaste durch kochenden Alkohol ist jedoch — wenigstens für dieses Objekt, und wohl auch für die meisten anderen — vollständig zu verwerfen. Ich habe nämlich bei denselben Zellen von *Aspidistra* die Fixierung nach der von Lidforss² empfohlenen Methode (Einwirkung von Osmiumdämpfen und nachherige Behandlung mit Alkohol von steigender Konzentration) versucht und dabei ganz vorzügliche Resultate erhalten. Dabei verkleinert sich der

¹ Senn, l. c., p. 300 f.

² Lidforss, l. c., p. 3 ff.

Durchmesser der Chloroplaste etwa um ein Viertel, ohne daß jedoch die ursprüngliche Form der Chloroplaste verloren geht und jene erwähnte Sternform zustande käme. Nebenbei sei noch erwähnt, daß bei der Fixierung der Schnitte nach der Lidforss'schen Methode an unverletzten Zellen niemals ein Abheben des Plasmaschlauches von der Zellwand zu beobachten war. Ein weiterer Vorzug dieser Methode besteht darin, daß die fixierten Chloroplaste aller jener Zellen, welche beim Schneiden nicht geöffnet wurden, auch nach längerem Liegen in absolutem Alkohol noch ein sehr homogenes, durchsichtiges Aussehen besitzen, und daß statt der groben Körnelung, welche man bei Anwendung von heißem Alkohol erhält, am Stroma nur eine sehr feine, gleichmäßige Punktierung wahrzunehmen ist. Auch das Peristromium ist an den mit der Osmium-Alkoholmethode erhaltenen Präparaten sehr gut zu sehen und dem Stroma anliegend. Wurden jedoch die Zellen bei Anfertigung des Schnittes auch nur wenig geöffnet, zeigten die Chloroplaste sofort körnige Degeneration und Auflösung — auch diese Verhältnisse sind nach der Osmium-Alkoholfixierung noch deutlich sichtbar. Nach dieser Methode ist demnach die von Senn so sehr hervorgehobene Sterngestalt fixierter Chloroplaste als Artefakt zu betrachten. Die genau nach der von Lidforss beschriebenen Methode fixierten Schnitte lassen in den intakt gebliebenen Zellen auch ohne Anwendung von Färbungen die von diesem Forscher nachgewiesenen »kinoplasmatischen« Strukturen erkennen. Da man diese im Cytoplasma liegenden Fäden — besonders wenn man sie zuvor an gut fixierten Schnitten gesehen hat — auch in lebenden Assimilationszellen sehr leicht erkennen kann, so bin ich der Meinung, daß wahrscheinlich in diesen Strukturen die Senn'schen Pseudopodienbeobachtungen begründet sind. Genau in derselben Weise, wie nach den Untersuchungen Lidforss' sich der Zellkern etwa in den Epidermiszellen der Blattunterseite von *Pyrola minor*¹ in zahlreiche plasmatische Ausläufer fortsetzt, welche mit den Chloroplasten in Verbindung treten, so sieht man auch in den

¹ Lidforss, l. c., Taf. II, Fig. 13 (vgl. auch die anderen Fig. der Tafel!).

Assimilationszellen der *Aspidistra*-Blätter, daß vom Zellkern zahlreiche Plasmafäden ausstrahlen, die sich an die Chloroplaste ansetzen und sich oft untereinander durch Anastomosenbildung zu deutlichen Netzen vereinigen. Da diese vom Kern ausgehenden plasmatischen Fäden in gleicher Ausbildung — wenn auch kürzer und weniger zahlreich — auch in den chloroplastenlosen Epidermiszellen der *Aspidistra*-Blätter vorhanden sind, so ergibt sich daraus mit Sicherheit, daß die von Senn beobachteten Gebilde mit den Chloroplasten, beziehungsweise dem Peristromium in keinem genetischen Zusammenhange stehen, und damit auch keine Peristromialpseudopodien im Sinne Senn's sein können. Gleichzeitig ist aber auch damit die Identität der zuletzt besprochenen Plasmadifferenzierungen von *Aspidistra* mit den zuerst untersuchten Plasmanetzen der *Funaria*-Blätter gegeben — vorausgesetzt, daß es Lidforss gelingt, die für *Funaria* geschilderten Verhältnisse hinsichtlich der bei der Chloroplastenverlagerung eintretenden Maschenveränderungen, beziehungsweise Fadenverkürzungen nachzuweisen.¹ Ob man nun diese plasmatischen Fäden mit Lidforss zum Kern rechnet (als Fortsetzungen der Kernmembran) oder ob man sie als Bildungen eigener Art innerhalb des Cytoplasmas auffaßt, ist eine gleichgültige Sache, geradeso wie die Entscheidung der Frage, ob Kernmembran und Peristromium zum Cytoplasma zu rechnen sind oder nicht.

Nach diesen Untersuchungen bin ich zur Ansicht gelangt, daß eine Erklärung der Chloroplastenbewegung in der von Senn versuchten Weise für die höheren Pflanzen nicht angenommen werden kann. Wie sich die Verhältnisse bei den Algen verhalten, habe ich nicht untersucht, da ja ohnedies nicht die bei Algen vorkommenden Eigentümlichkeiten direkt auf die höheren Gewächse übertragbar sind. Wenn selbst bei einigen Algen wirklich ein amöbenartiges Kriechen der Chloroplaste nachzuweisen wäre,

¹ Da Lidforss (l. c., p. 38 unten) experimentelle Untersuchungen über die Bedeutung dieser Strukturen in Aussicht gestellt hat, bin ich von der Entscheidung dieser höchst interessanten Frage zurückgetreten.

oder wenn man auch in einigen Algengruppen, etwa zum Beispiel bei Siphoneen, echte Pseudopodien finden könnte, so kann dies nicht, wie dies durch Senn geschah, per analogiam für die höheren Gewächse behauptet werden.

Tafelerklärung.

Figur 1 bis 7. *Funaria fascicularis*.

- Fig. 1. Ortsveränderung dreier Chloroplaste aus einer Zelle der Blattmitte. *a* 9^h 40, *b* 9^h 50, *c* 10^h 6, *d* 10^h 15, *e* 10^h 22. (Die Lage der Chloroplaste wurde mit dem Zeichenapparat nachgezeichnet, die feinen Plasmastränge dagegen aus freier Hand mit möglichster Genauigkeit wiedergegeben. Reichert Obj. homog. Imm. und Okul. 3.)
- Fig. 2. Ortsveränderung von fünf Chloroplasten (aus einer Zelle der Blattmitte) und die gleichzeitig erfolgende Formveränderung des Plasmanetzes. *a* 10^h 13, *b* 10^h 18, *c* 10^h 26, *d* 10^h 32, *e* 10^h 40. (Herstellung der Zeichnungen wie in Fig. 1.)
- Fig. 3. Formveränderung des Plasmanetzes ohne konstatierbare Ortsveränderung der daran befindlichen Chloroplaste (aus einer Zelle näher der Blattbasis). *a* 3^h 45, *b* 3^h 50, *c* 3^h 60. (Sowohl die Chloroplaste als auch das Netz wurde mit dem Zeichenapparat gezeichnet. Reichert Obj. homog. Imm., Okul. 3.)
- Fig. 4. Stärkereiche Chloroplaste an einer Fugenwand bei vollständiger Apoptose (aus der unteren Blatthälfte). Reichert Obj. 9, Okul. 3.
- Fig. 5. Stärkefreie Chloroplaste aus der oberen Blatthälfte, in Profilstellung bei Apoptose. Reichert Obj. 9, Okul. 3.
- Fig. 6. Randzelle aus der mittleren Blattpartie. Reichert Obj. 9, Okul. 3. Zeichenapparat.
- Fig. 7. Plasmatische Verbindungsfäden zwischen Zellkern und Chloroplasten (aus einer Zelle der Blattbasis). Fixierung mit Jodwasser. Reichert Obj. 9, Okul. 3.

Fig. 8. *Villarsia parnassiifolia*.

- Fig. 8. Scheinbare Netzstrukturen zwischen den Chloroplasten (aus einer Zelle des Blattstiels). Fixierung mit Jodwasser, Eosinfärbung. In *a* ein einzeln liegender Chloroplast.